

Les paramètres du cycle vital de *Physa acuta* (Gastropoda, Mollusca) en milieu expérimental

par

Nicolas PERRIN *

Avec 7 figures

ABSTRACT

The life history parameters of *Physa acuta* (Gastropoda, Mollusca) in experimental conditions. — The values of the life history parameters expressed in the Lotka's equation ($\int_{\alpha}^T e^{-mx} l_x b_x dx = 1$) were measured in experimental conditions (20° C, food ad libitum) for the aquatic pulmonate *Physa acuta*. The estimated fitness value allows the population to double in about 4 weeks. The life cycle is very short (about 3 times shorter than for *Lymnaea peregra* in similar conditions) because of the important relative size of the eggs, a very high growth rate and an early maturity. This kind of strategy seems adaptive in eutrophic and temporary pools, where the adult mortality is important and density-independent.

While the longevity shows very poor correlations with all other parameters, adult size, age at maturity and fecundity are strongly correlated. Structural and fonctionnal interpretations of these correlations are proposed. A mixed strategy seems a good hypothesis for this usually bivoltine species: the little-size, early-maturity and high-fecundity strategy may be selected during the summer, and the big-size, delayed-maturity and poor-fecundity strategy during the winter.

INTRODUCTION

L'équation bien connue de LOTKA (1907): $\int_{\alpha}^T e^{-mx} l_x b_x dx = 1$ définit l'aptitude m d'un génotype en fonction des paramètres les plus importants du cycle vital, à savoir l'âge à maturité α , la longévité T , la fécondité b et le taux de survie l , tous deux fonctions de l'âge x . On sait également que la taille d'un organisme est liée à ces divers paramètres de

* Institut de zoologie et d'écologie animale, bâtiment de biologie, 1015 Lausanne-Dorigny.

plusieurs façons (SCHMIDT-NIELSEN 1984); ainsi, le retard de l'âge à maturité, en augmentant la taille adulte, pourra influencer à la fois mortalité et fécondité. On peut donc supposer qu'il existe pour une niche écologique donnée une coadaptation optimale de ces divers paramètres permettant de maximiser l'aptitude de l'organisme. La comparaison de stratégies adaptatives spécifiques devrait permettre, sinon de tester, du moins d'éclairer cette proposition.

Parallèlement à l'étude des valeurs moyennes, celle des variances et covariances de ces paramètres peut se révéler fondamentale dans l'interprétation d'une stratégie adaptative (GILLEPSIE 1974, GIESEL 1976, LACEY *et al.* 1983), en introduisant à la fois la question de la nature du système observé et des contraintes qui le régissent, et celle de la possibilité de stratégies différentielles intraspécifiques.

Le présent travail décrit, en conditions expérimentales standardisées, les valeurs moyennes, variances et covariances des paramètres du cycle vital d'une population de *Physa acuta* (Drap.), et les compare à celles obtenues en conditions similaires pour une autre espèce de Pulmoné aquatique, *Lymnaea peregra* (Müll.).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Physa acuta (Drap.) est un gastéropode pulmoné aquatique caractéristique de milieux relativement chauds et eutrophes du sud européen. Une dizaine d'individus d'une population colonisant une mare de l'étage collinéen de Saône-et-Loire (France), ont été prélevés et acclimatés en aquarium. Leurs pontes ont été isolées, une centaine de jeunes élevés dès leur éclosion à une température constante de 20°, et nourris *ad libitum* de feuilles de salade préalablement congelées. Chaque semaine les individus vivants sont prélevés et comptés. La longueur L et le grand diamètre D de leur coquille sont mesurés à l'aide d'un mesuroscope à projection V-12 Nikon, ces valeurs permettant d'estimer le poids sec W de l'individu, selon la formule empiriquement établie $W = 0,86 d^2 l$, où d et l représentent respectivement $D/2$ et $L/2$. Quatre semaines après l'éclosion apparaissent les premiers accouplements. Une fois accouplés, les individus sont isolés à l'intérieur de gobelets de polystyrol percés, et placés dans un bac commun dont l'eau est régulièrement renouvelée. Les pontes observées sont prélevées, séchées et pesées.

RÉSULTATS

Les œufs pondus en laboratoire ont un diamètre de $0,63 \pm ,04$ mm, pour une longueur de $0,78 \pm ,04$ mm. Le volume moyen, calculé selon la formule de l'ellipsoïde $4/3\pi r_1^2 r_2$, vaut $0,163 \pm ,025$ mm³ (Tableau I). Dans les conditions imposées, ces œufs mettent onze à quinze jours à éclore.

Croissance: le développement des jeunes individus est représenté à la figure 1, sur la base des données fournies au tableau II. Le taux de croissance $1/W \Delta W/\Delta t$ augmente rapidement pour atteindre un maximum entre les deuxième et troisième semaines, puis décroît régulièrement pour s'annuler vers la quinzième semaine, une fois la taille maximale atteinte, qui est de 34 ± 9 mg (Tableau I). Ce type de croissance correspond au développement décrit par une équation de VON BERTALANFFY (1938): $\Delta W/\Delta t = aW^m - bW^n$ avec $m < n$ et $a > b$, où aW^m et bW^n représentent respectivement l'input et l'output du système.

TABLEAU I.

Valeurs de divers paramètres du cycle vital de *P. acuta*.

L^* est la longueur atteinte par la coquille une fois la croissance terminée.

L'écart type du poids des œufs n'a pas été estimé, les œufs n'étant pas pesés individuellement

Volume œuf (mm ³)	0,163 ± 0,025
Poids œuf (mg)	0,025
Age à maturité (J)	59,3 ± 13,0
Poids sec à mat. (mg)	25,93 ± 11,98
L^* (mm)	9,56 ± 0,87
Poids final (mg)	34,07 ± 9,24
Reproduction (mg)	13,59 ± 6,13

TABLEAU II.

Evolution du taux de survie l , du poids W et de la fécondité $\Delta B/\Delta t$ (mg de matière sèche) en fonction du temps ($t = nb$ de semaines après la naissance).

Plus aucune ponte n'a été observée après la vingt-deuxième semaine

t	l	$W(\text{mg})$	$\Delta B/\Delta t(\text{mg})$
0	1,00	,03 ± ,01	,00 ± ,00
1	,82	,06 ± ,03	,00 ± ,00
2	,78	,20 ± ,13	,00 ± ,00
3	,75	,82 ± ,23	,00 ± ,00
4	,73	2,24 ± ,86	,00 ± ,00
5	,71	5,34 ± 1,71	,01 ± ,08
6	,71	10,08 ± 2,84	,22 ± ,58
7	,69	16,27 ± 3,00	,65 ± 1,04
8	,69	22,30 ± 4,73	1,33 ± 1,64
9	,68	28,00 ± 6,75	1,63 ± 1,60
10	,67	30,41 ± 7,98	1,95 ± 1,41
11	,67	31,50 ± 8,46	2,02 ± 1,42
12	,66	32,95 ± 8,64	1,58 ± 1,11
13	,65	32,95 ± 9,04	1,42 ± 1,04
14	,63	33,24 ± 9,06	,88 ± ,75
15	,61	33,65 ± 9,05	,56 ± ,64
16	,59	33,82 ± 9,05	,54 ± ,68
17	,56	33,82 ± 9,05	,49 ± ,60
18	,48	33,82 ± 9,05	,42 ± ,53
19	,44	33,82 ± 9,05	,26 ± ,62
20	,41	33,82 ± 9,05	,21 ± ,62
21	,35	33,82 ± 9,05	,15 ± ,58
22	,32	33,82 ± 9,05	,06 ± ,32

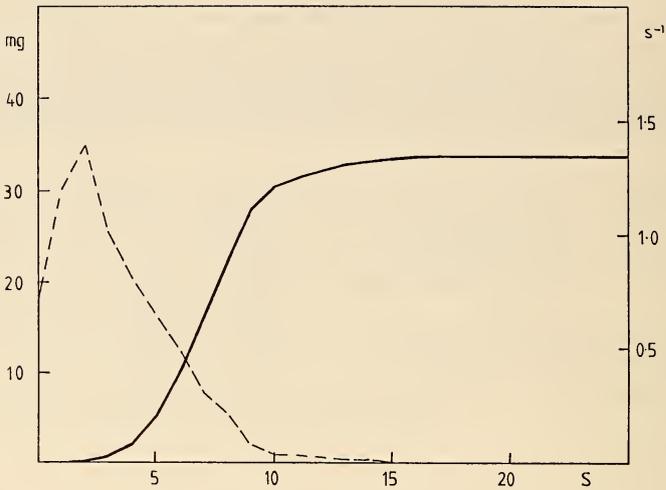


FIGURE 1.

Evolution du poids sec estimé W (trait continu) et du taux de croissance $1/W \Delta W/\Delta t$ en fonction de l'âge (semaines après l'éclosion). Ce taux montre un maximum vers la deuxième semaine, puis décroît progressivement.

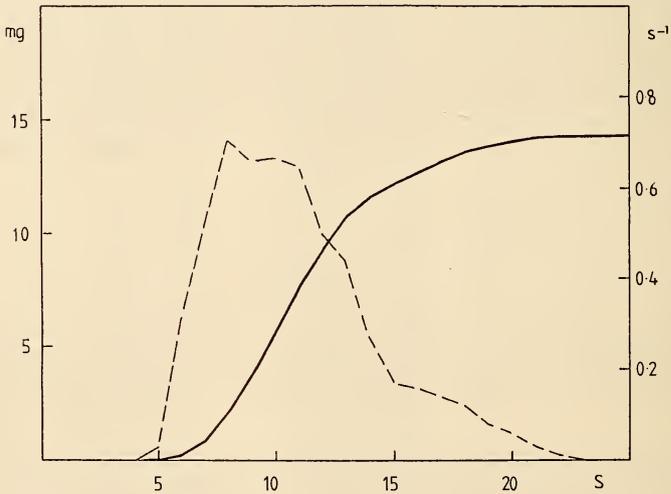


FIGURE 2.

Evolution de la somme de reproduction B (trait continu) et du taux de fécondité $1/W dB/dt$ en fonction de l'âge (semaines après l'éclosion).

Ce taux est maximal peu après le début de la reproduction, puis décroît progressivement.

Reproduction: la maturité mâle est atteinte avant celle du système femelle, ce qui est un cas général pour ce groupe de Gastéropodes hermaphrodites (DUNCAN 1959). Les premiers accouplements s'observent après quatre semaines, et les premières pontes après cinq semaines. L'âge moyen de première ponte est de $59,3 \pm 13$ jours pour un poids sec moyen de $25,9 \pm 12$ mg (Tableau I), correspondant à une longueur de $8,56 \pm 1,54$ mm. La fécondité $\Delta B/\Delta t$ atteint un maximum entre la huitième et la treizième semaine, puis décroît rapidement (Tableau II). La somme de reproduction B , représentée à la figure 2 avec la fécondité par unité de poids $1/W \Delta B/\Delta t$, atteint une valeur de 14,4 mg en moyenne.

Longévité: après une période précoce de forte mortalité, la courbe de survie se stabilise durant la pleine période de reproduction, après laquelle la mortalité augmente de nouveau (Tableau II). Le cap de longévité de la moitié des individus est franchi entre la dix-septième et la dix-huitième semaine.

Aptitude: la valeur m de l'aptitude a été estimée numériquement sur la base de l'équation de Lotka, en prenant une semaine comme unité de temps, et en tenant compte d'un délai de deux semaines de la ponte à l'éclosion. Une valeur de 0,175 a été obtenue, ce qui signifie que, dans les conditions expérimentées, la population étudiée est susceptible de doubler ses effectifs en quatre semaines environ.

Covariances: quatre paramètres du cycle vital ont été retenus pour l'analyse de covariance, à savoir la date de première ponte α , la longévité T , le poids adulte W et le total de reproduction B . La matrice de corrélations entre ces paramètres est fournie au Tableau III:

TABLEAU III.

Matrice des coefficients de corrélation de Pearson entre différents paramètres du cycle vital: âge à maturité α , poids adulte W , reproduction totale B et longévité T . Les valeurs significatives ($p < 0,05$) et très significatives ($p < 0,01$) sont marquées respectivement de 1 et 2 astérisques

	W	B	T
α	0,71**	-0,70**	-0,05
W		-0,48**	-0,05
B			0,26*

Trois corrélations sont très significatives; l'âge à maturité α rend approximativement compte de 50% de la variance du poids W (relation positive) et de la reproduction B (relation négative), ces deux paramètres eux-mêmes négativement corrélés. En d'autres termes, les individus à maturité précoce restent relativement plus petits, mais se reproduisent relativement mieux.

La longévité T n'est que peu corrélée avec ces trois paramètres, 7% seulement de la reproduction étant décrite (relation positive significative) et moins de 1% pour chacun des deux autres (relations non significatives). En d'autres termes la longévité favorise légèrement la reproduction, mais ne dépend ni du poids ni de l'âge à maturité.

Trois groupes ont été isolés en fonction de la taille atteinte après croissance (fig. 3), formés de 23, 24 et 23 individus respectivement. La figure 4 montre la reproduction cumulée

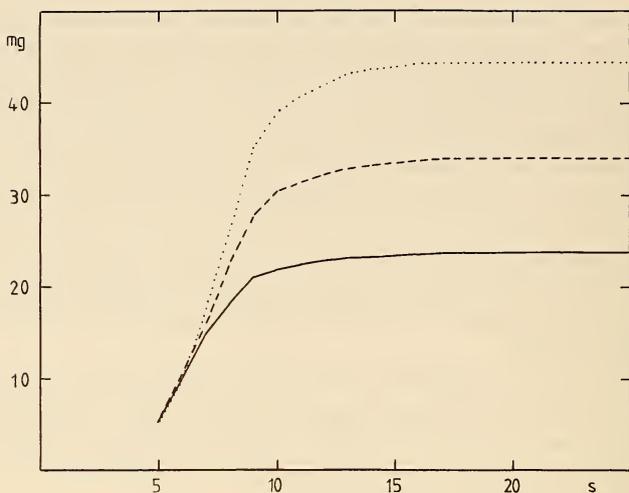
B

FIGURE 3.

Evolution du poids sec estimé W en fonction de l'âge (semaines après l'éclosion) chez les trois groupes différenciés. La variance sur le poids à maturité est très forte, et les gros individus (pointillé) sont en moyenne deux fois plus volumineux que les petits (ligne continue).

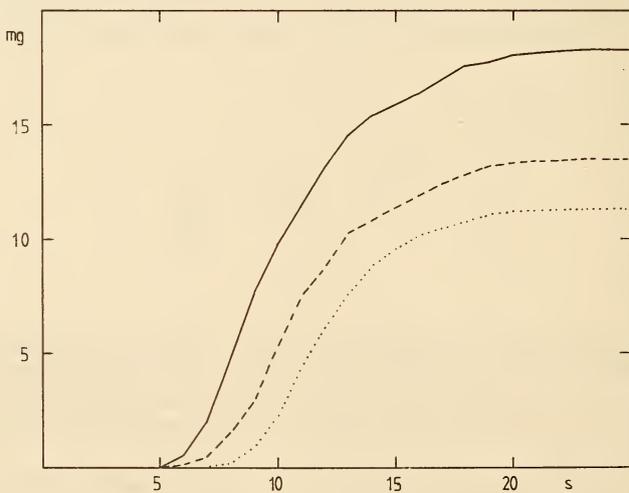
W

FIGURE 4.

Evolution de la somme de reproduction B en fonction de l'âge (semaines après l'éclosion) chez les trois groupes différenciés selon le poids. Les plus grands individus sont ceux qui se reproduisent le moins (ligne pointillée).

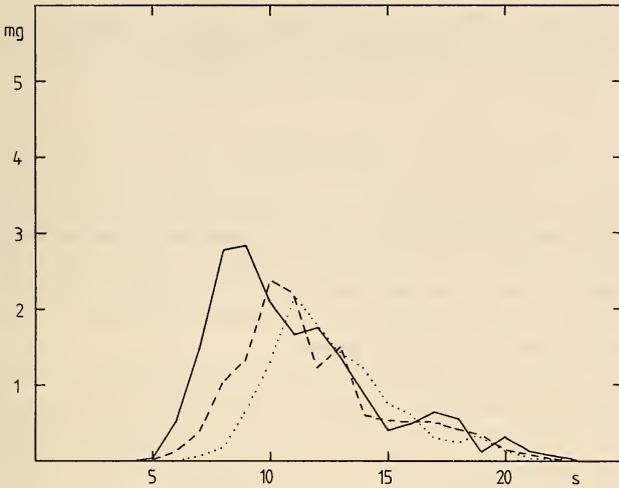
$\Delta B/\Delta t$ 

FIGURE 5.

Evolution de la fécondité $\Delta B/\Delta t$ en fonction de l'âge (semaines après l'éclosion) chez les trois groupes différenciés. Les pics de reproduction sont décalés dans le temps, les individus les plus petits se reproduisant les premiers (ligne continue) mais la décroissance est commune.

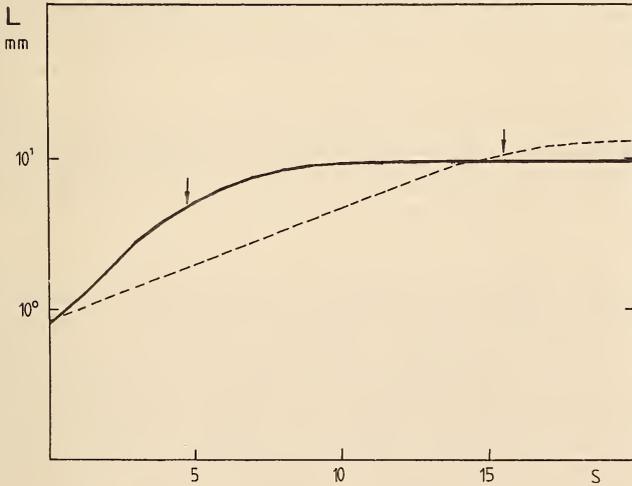


FIGURE 6.

Evolution comparée de la longueur des coquilles L chez *L. peregra* (traitillé) et *P. acuta* (trait continu) en fonction de l'âge (semaines après l'éclosion). Les flèches signalent les dates de première ponte. La taille à la naissance est approximativement la même, mais la croissance de *P. acuta* plus forte, sa taille adulte plus faible, et sa maturité plus précoce.

moyenne de ces trois groupes, et la figure 5 leur fécondité moyenne hebdomadaire. La fécondité précoce et élevée des petits individus y est bien visible. Les trois courbes se rejoignent après leur maxima respectifs, et la décroissance est commune.

DISCUSSION

Valeurs moyennes: il est intéressant de comparer nos résultats à ceux concernant *L. peregra*, obtenus par CALOW (1981). Il s'agit là également d'un Gastéropode pulmoné aquatique, de taille similaire. Les conditions d'élevage sont tout à fait comparables aux nôtres, la température étant maintenue constante à 18° C, optimale pour la croissance de cette espèce. La figure 6 montre les croissances respectives des longueurs des coquilles ainsi que la date d'observation des premières pontes.

Une première observation à faire est que, si les tailles des jeunes sont proches, la taille adulte est nettement plus faible chez *P. acuta*. CALOW signale une longueur de coquille *L* moyenne de 0,84 mm à la naissance, et de 13,0 mm après croissance. Les valeurs obtenues pour *P. acuta* sont respectivement 0,80 mm et 9,3 mm. Il s'ensuit que l'œuf de *P. acuta* est relativement plus volumineux que celui de *L. peregra*.

Une seconde différence importante concerne le taux de croissance, plus élevé chez *P. acuta*, et que la différence de température suffit d'autant moins à réduire qu'il s'agit là d'une valeur optimale pour la croissance de *L. peregra*. Ce taux de croissance important, atteint à une température optimale élevée, semble caractéristique du genre (DUNCAN 1959, McMAHON 1975).

Ces deux caractères permettent à *P. acuta* d'atteindre beaucoup plus rapidement la maturité sexuelle: les premières pontes sont observées après cinq semaines, alors qu'il en faut quinze chez *L. peregra*. CALOW ne fournit pas la courbe de reproduction de cette espèce, mais signale un taux de ponte moyen de 30 à 40 œufs par semaine et par individu, alors qu'il atteint 80 œufs pour *P. acuta* en pleine période de reproduction. Celle-ci est cependant brève, et pratiquement terminée au moment où *L. peregra* pond ses premiers œufs.

La brièveté du cycle vital de cette espèce pourrait lui permettre d'une part, de coloniser des milieux temporaires — ce que DE WITT (1955) observe chez *P. gyrina* —, d'autre part, de présenter plusieurs générations par année en milieu stable et favorable (WALTER 1978), fait déjà observé chez cette espèce (DUNCAN 1959) ainsi que plusieurs autres représentants du genre (DE WITT 1955, DE WIT 1955, HUNTER 1961, McMAHON 1975).

Certaines données précises sur les facteurs effectivement limitants, importance et causes de mortalité juvénile et adulte en populations naturelles, seraient fort utiles; notamment le rôle respectif des facteurs biotiques — prédation et compétition — et des facteurs abiotiques — périodicité et prévisibilité des milieux. La brièveté du cycle vital semble *a priori* adaptative en situation de mortalité adulte importante et imprévisible (GIESEL 1976).

Il serait également intéressant de comparer les budgets énergétiques de ces deux espèces. *P. acuta* est beaucoup plus active dans son exploitation du milieu, et semble se nourrir de matériel plus rapidement assimilable (film bactérien ou plantes en décomposition plutôt que tapis algale, nourriture habituelle de *L. peregra*). Il est peu probable que la nourriture soit le facteur limitant le plus important dans les milieux habituellement colonisés par *P. acuta*.

Selon nos résultats, *P. acuta* apparaît, par son taux d'accroissement élevé et la brièveté de son cycle vital, comme une espèce relativement opportuniste, adaptée à la colonisation rapide de milieux assez chauds, riches et temporaires, ce que la distribution relative des

deux espèces peut confirmer. Une mortalité adulte importante, imprévisible et indépendante de la densité pourrait être le facteur sélectif responsable de ces caractères assimilables à ceux d'une stratégie *r* (PIANKA 1970).

Covariances: les covariances observées peuvent être interprétées comme l'expression d'un jeu de contraintes internes au système; ainsi la covariance négative entre investissements de croissance et de reproduction rend compte de la limitation des ressources à disposition de l'organisme, limitation imposée ici par le fonctionnement de l'appareil d'acquisition et de transformation des ressources, la nourriture étant fournie *ad libitum*.

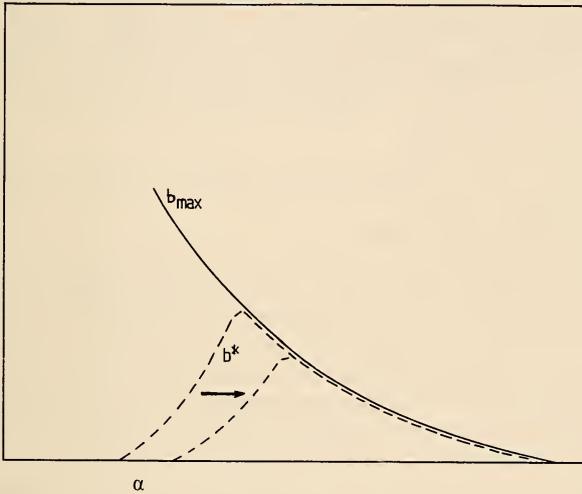


FIGURE 7.

Modèle décrivant le compromis entre investissements de croissance et de reproduction. b_{max} est la limite hypothétique de ressources susceptibles d'être investies en reproduction. b^* est la quantité effectivement investie. La différence entre les deux courbes est investie en croissance. Le retard de l'âge à maturité augmente la taille adulte et diminue la fécondité.

La figure 5 suggère l'existence d'une contrainte sur la reproduction liée au temps et non à la taille des animaux. Il semble possible de proposer un modèle simple (figure 7) dans lequel la quantité de ressources susceptibles d'être investies en reproduction est limitée, la limite diminuant rapidement avec le temps. Un tel modèle rend compte de la relation entre maturité et taille adulte, dans la mesure où les ressources non investies en reproduction sont stockées. On voit également que dans un tel modèle, la date de maturation α influence fortement la reproduction, alors que la longévité T importe relativement peu, ce que suggèrent nos résultats. En d'autres termes, la précocité est soumise, dans les conditions étudiées, à une pression sélective beaucoup plus forte que la longévité.

Cependant, il reste difficile d'induire de ce modèle la nature des contraintes sous-jacentes, qui peuvent être structurelles uniquement, c'est-à-dire explicables par la seule interaction des sous-systèmes en jeu, aussi bien que fonctionnelles, c'est-à-dire adaptatives et dont l'explication implique en plus la prise en considération de l'interaction du système avec son environnement. Nous pouvons envisager ces deux hypothèses:

1) Le modèle structurel correspond ici à une dysfonction de l'un des sous-systèmes impliqués, à savoir reproduction ou croissance. On peut noter que dans un tel modèle, une covariance négative exprime une relation de compétition entre sous-systèmes.

1a) reproduction: une dysfonction de l'appareil de reproduction pourrait empêcher la part des ressources normalement attribuée à cette fonction d'y être effectivement utilisée; cette part pourrait être alors soit stockée, soit dirigée vers un autre appareil, l'une ou l'autre solution accroissant la taille de l'organisme. Une telle relation, due à la destruction des gonades par des larves de trématodes, a été observée chez des Gastéropodes des genres *Hydrobia* et *Bulinus* (WILBUR & OWEN 1964).

1b) croissance: une hyperfonction de l'un des appareils déterminant la taille de l'organisme pourrait empêcher que la part des ressources normalement attribuée à la reproduction y soit effectivement dirigée. Ainsi certains modèles de croissance basés sur l'équation du budget énergétique prévoient une taille optimale au-dessus de laquelle les nécessités du métabolisme limitent ou empêchent l'allocation d'énergie à la fonction reproductrice (VON BERTALANFFY 1938, SEBENS 1982).

Notons que dans un tel système, aucune rétroaction de la taille sur le taux de croissance ne serait impliquée (CALOW 1973), et qu'un modèle structurel similaire à ceux cités ci-dessus suffirait à décrire la situation.

2) Le modèle fonctionnel correspond soit à une plasticité phénotypique adaptative, soit à une stratégie adaptative mixte, liée à un polymorphisme génétique de la population étudiée. Il est à noter que dans un tel modèle une covariance négative signale un compromis à optimiser. Dans cette interprétation, il est évident que les choix effectués par les individus de petite taille les rendent mieux adaptés au milieu proposé. Cependant, rappelons qu'il s'agit ici d'un milieu particulier: température constante et nourriture *ad libitum*. Les conditions naturelles rencontrées par cette population ne sont ni aussi stables ni aussi prévisibles; la saisonnalité en particulier doit fortement influencer la stratégie adaptative, les conditions hivernales créant probablement une pression sélective importante en faveur des individus susceptibles de stocker une certaine quantité de réserves énergétiques, plutôt que de les investir immédiatement en reproduction.

Il est à noter que l'existence fréquente d'une double génération annuelle chez ce genre de Pulmoné aquatique, notamment observée chez cette espèce par DUNCAN (1959) serait susceptible de maintenir à long terme une telle stratégie mixte, les individus à reproduction immédiate étant favorisés durant la période estivale, et les individus différant leur reproduction à fins de stockage, durant l'hiver (GIESEL 1976). De même une plasticité phénotypique serait adaptative dans une telle situation. DE WIT (1955) signale notamment chez *P. fontinalis* une différence de taille entre les individus de la génération estivale et ceux, significativement plus grands, de la génération hivernante.

Certaines observations complémentaires sur l'hérédité des caractères phénotypiques discutés, et leur adaptativité en conditions naturelles permettraient d'éliminer certaines des interprétations proposées ci-dessus.

RÉSUMÉ

Les valeurs des paramètres du cycle vital impliqués par l'équation de Lotka ($\int_0^T e^{-mx} l_x b_x dx = 1$) ont été mesurées en conditions expérimentales (20° C, nourriture *ad libitum*) chez le pulmoné aquatique *Physa acuta*. La valeur d'aptitude m estimée sur la base

de cette équation permet à la population de doubler ses effectifs en quatre semaines environ. Le cycle vital est réalisé en un laps de temps très court (3 fois plus rapide que chez *Lymnaea peregra* en conditions similaires) grâce à la taille relativement importante de l'œuf, un taux de croissance très élevé, et une maturation précoce. Cette stratégie semble adaptative en milieu eutrophe et temporaire, où la mortalité adulte est importante et indépendante de la densité.

Alors que la longévité n'est que faiblement corrélée avec les autres paramètres, la taille adulte, l'âge à la maturité et la fécondité sont très fortement corrélées entre elles. Plusieurs interprétations structurelles ou fonctionnelles peuvent rendre compte de ces corrélations. L'hypothèse d'une stratégie mixte semble intéressante chez cette espèce habituellement bivoltine: petite taille, maturité précoce et fécondité importante peuvent être favorisées durant la période estivale, alors que la stratégie opposée: grande taille, maturité retardée, faible fécondité le serait en conditions hivernales.

BIBLIOGRAPHIE

- CALOW, P. 1973. On the regulatory nature of individual growth: some observations from freshwater snails. *J. Zool., Lond.* 170: 415-428.
- 1981. Adaptational aspects of growth and reproduction in *Lymnaea peregra* (Gastropoda: pulmonata) from exposed and sheltered aquatic habitats. *Malacologia* 21: 5-13.
- DE WIT, W. F. 1955. The life cycle and some other biological details of the fresh-water snail *Physa fontinalis* (L.). *Basteria* 19: 35-73.
- DE WITT, R. M. 1955. The ecology and life history of the pond snail *Physa gyrina*. *Ecology* 36: 40-44.
- DUNCAN, C. J. 1959. The life cycle and ecology of the freshwater snail *Physa fontinalis* (L.). *J. Anim. Ecol.* 28: 97-117.
- GIESEL. 1976. Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogeneous environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 57-79.
- GILLEPSIE, J. 1974. Natural selection for within-generation variance in offspring number. *Genetics* 76: 601-606.

- HUNTER, W. R. 1961. Life cycles of four freshwater snails in limited populations in Loch Lomond, with a discussion of intraspecific variation. *Proc. zool. Soc. Lond.* 137: 135-171.
- LACEY, E. P., L. REAL, J. ANTONOVICS & D. G. HECKEL. 1983. Variance models in the study of life histories. *Am. Nat.* 122 (1): 114-131.
- LOTKA, A. J. 1907. Studies on the mode of growth of material aggregates. *Am. J. Sci.* 24: 199-216.
- MCMAHON, R. F. 1975. Effects of artificially elevated water temperatures on the growth, reproduction and life cycle of a natural population of *Physa virgata* Gould. *Ecology* 56: 1167-1175.
- PIANKA, E. R. 1970. On "r" and "K" selection. *Am. Nat.* 104: 592-597.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1984. Scaling: why is animal size so important? *Cambridge University Press, Cambridge.*
- SEBENS, K. P. 1982. The limits to indeterminate growth: an optimal size model applied to passive suspension feeders. *Ecology* 63 (1): 209-222.
- VON BERTALANFFY, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10 (2): 181-213.
- WALTER, J. E. 1978. Lebenszyklen von *Lymnaea peregra* im Zürichsee. *Arch. Moll.* 108: 177-184.
- WILBUR, K. M., G. OWEN. 1964. Growth, pp. 211-242 in WILBUR & YONGE: *Physiology of Mollusca. Academic Press, N. Y.*